

符雨, 赵宏源, 肖梦楠, 等. 稻米饭粒延伸性的研究进展 [J]. 华南农业大学学报, 2023, 44(5): 670-678.

FU Yu, ZHAO Hongyuan, XIAO Mengnan, et al. Research progress on elongation of cooked rice[J]. Journal of South China Agricultural University, 2023, 44(5): 670-678.

特约综述

稻米饭粒延伸性的研究进展

符雨[✉], 赵宏源, 肖梦楠, 张桂权, 王少奎[✉]

(广东省植物分子育种重点实验室/亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室/岭南

现代农业科学与技术广东省实验室/华南农业大学 农学院, 广东 广州 510642)

摘要: 水稻饭粒延伸性是指米粒蒸煮时的延伸特性, 用蒸煮后米粒长度增加值与蒸煮前米粒长度的比值来衡量, 是评价稻米蒸煮食味品质的重要指标之一。随着现代遗传学及基因组学相关理论和育种技术的发展, 人们对水稻饭粒延伸性的遗传研究也日趋深入。本文综述了影响水稻饭粒延伸性的相关因素及其遗传研究进展, 指出了水稻饭粒延伸性遗传研究目前存在的主要问题, 分析了水稻饭粒延伸性遗传研究的应用前景。

关键词: 水稻; 饭粒延伸性; 蒸煮食味品质; 分子育种

中图分类号: S511; S330.2; Q37

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2023)05-0670-09

Research progress on elongation of cooked rice

FU Yu[✉], ZHAO Hongyuan, XIAO Mengnan, ZHANG Guiquan, WANG Shaokui[✉]

(Guangdong Provincial Key Laboratory of Plant Molecular Breeding/State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources/Guangdong Laboratory for Lingnan Modern Agriculture/College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Cooked rice elongation (CRE) refers to the elongation characteristics of rice grains during cooking, is evaluated by the ratio of the added value of rice grain length after cooking to the length of rice grain before cooking. It is one of the important indicators of cooking and eating quality. With the development of modern genetics and genomics related theories and breeding technology, the genetic research of CRE has also become increasingly in-depth. In this paper, the related factors affecting CRE and the main progress of genetic research on CRE were summarized, the existing problems of genetic research on CRE were also pointed out, and the prospects of genetic research on CRE were analyzed.

Key words: *Oryza sativa* L.; Cooked rice elongation; Cooking and eating quality; Molecular breeding

水稻 *Oryza sativa* L. 是极为重要的粮食作物, 世界上超过 50% 的人口以大米为主食^[1]。水稻半矮化育种和籼型杂交水稻的应用带来了水稻产量的

2 次巨大飞跃, 为保障我国的粮食安全作出极大贡献^[2-3]; 但长期高度重视产量的育种也导致了大部分高产品种品质相对较差。随着社会经济的发展, 人

收稿日期: 2022-11-30 网络首发时间: 2023-06-07 11:54:04

首发网址: <https://kns.cnki.net/kcms2/detail/44.1110.S.20230605.2020.002.html>

作者简介: 符雨, 博士研究生, 主要从事水稻饭粒延伸性研究, E-mail: fy18279499075@163.com; 通信作者: 王少奎, 教授, 博士, 主要从事水稻重要农艺性状功能基因的鉴定、功能研究以及设计育种应用等研究, E-mail: shaokuiwang@scau.edu.cn

基金项目: 广东省基础与应用基础研究重大项目 (2019B030302006); 岭南现代农业科学与技术广东省实验室开放课题 (NT2021001); 国家自然科学基金 (32072040); 海南省自然科学基金 (320MS079)

们对稻米,特别是优质稻米的需求量日益增多,高产优质成为当下水稻育种的重要目标之一^[4]。

稻米品质主要包括碾磨品质、外观品质、营养品质、蒸煮食味品质 4 个方面^[5];这 4 个品质性状直接决定稻米的商品价值及群众的消费行为,其中稻米在蒸煮后带给消费者的感官体验更是决定消费者购买的关键因素^[6-7]。稻米蒸煮食味品质是精米在蒸煮与食用过程中所呈现的各种理化性质及感官特征,主要包括米饭的外观、气味、口感、硬度、黏

性、冷饭质地等^[8]。在稻米蒸煮过程中,米粒经吸水蒸煮后发生纵向延伸和横向膨胀^[9-10],这种米粒蒸煮时的延伸特性称为饭粒延伸性 (Cooked rice elongation, CRE),如图 1 所示,以蒸煮后饭粒长度增加值与蒸煮前米粒长度的比值来衡量。优质稻米往往在蒸煮时纵向延伸明显,而横向伸长较少。因此,饭粒延伸性被认为是优质稻米,特别是优质籼米的重要评价指标之一^[11-12]。

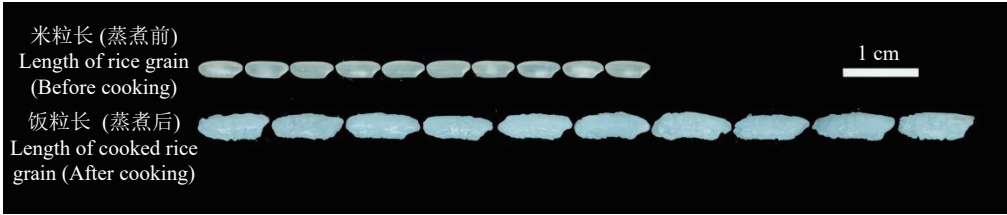


图 1 稻米饭粒延伸性
Fig. 1 Cooked rice elongation

长期以来,对稻米蒸煮食味品质的研究重点都集中于直链淀粉含量、胶稠度和糊化温度这 3 个指标^[13]。尽管饭粒延伸性是评价稻米蒸煮食味品质的重要指标之一,但受限于该性状遗传基础复杂,且易受环境和加工条件影响,鉴定方法复杂,目前对饭粒延伸性这一性状的遗传机理及调控网络所知甚少。本文就饭粒延伸性的研究方法和研究进展进行综述,以期挖掘优异饭粒延伸性基因位点、培育优质水稻新品种提供理论依据。

1 饭粒延伸性相关评价指标

用于评价米饭延伸特性的相关指标较多,主要包括精米长、精米宽、米粒长宽比、饭粒长、饭粒宽、饭粒长宽比、饭粒延伸性、饭粒伸长率、米粒延伸指数、米粒膨胀率^[9, 12-47]等。衡量米粒蒸煮时延伸特性主要有饭粒延伸性、米粒延伸指数和饭粒伸长率 3 个指标。

饭粒延伸性=(饭粒长-米粒长)/米粒长^[16, 18-20, 22, 24, 26, 30, 33, 36-37, 41, 43-45, 47-48],

米粒延伸指数=饭粒长宽比/米粒长宽比^[9, 14, 27-28, 32, 36],

饭粒伸长率=饭粒长/米粒长^[17, 20-21, 25, 27-29, 31-32, 34-35, 38-39, 46, 49]。

2 饭粒延伸性测定方法

准确测量和评价饭粒延伸性受到研究人员的高度重视,多种米饭样品制备方法被用于试验探究。在早期,通常用游标卡尺测定蒸煮前后的米粒

长度与饭粒长度,然后根据测量值进行计算。常见的方法是将米粒在室温条件下浸泡 30 min,然后将浸泡过的米粒转移到沸水浴中煮制 10 min,冷却后立即测量米饭长度;与其他米饭制备方法相比,浸泡 30 min 可有效缩短米饭样品制备时间,更为便捷^[14]。在具体测定中,通常任取 10 粒整精米,用游标卡尺测量米粒长度后,将 10 粒米装入相同型号的试管中再利用沸腾的水浴锅煮成饭粒,取出饭粒在滤纸上静置 3 h 以上,测定长度;饭粒延伸性依据公式“(饭粒长-米粒长)/米粒长”计算,重复测定 3 次取平均值。

多粒稻米同时在同一器皿中蒸煮会导致一定程度上的黏连,而且蒸煮所用的开放性器具也难以保证饭粒加工环境的一致性,在客观上影响了饭粒延伸度测定的准确度和可重复性。Okpala 等^[37, 41, 44]和 Potcho 等^[45]改进了制作饭粒的方法,利用 PCR 仪实现单粒制作饭粒。具体为一次测量 20 粒精米,将每粒精米转移到预先加有 150 μL 蒸馏水的 PCR 板孔上,浸泡 30 min,将其放入 PCR 热循环器中,设定程序为 98 ℃ 20 min、20 ℃ 5 min,然后将煮熟的米粒从 PCR 板中取出,放在滤纸上,室温干燥 5 min 后测量,重复测定 3 次。

游标卡尺测量需要大量的人工操作,不仅耗时费力,而且不同批次材料、不同人员在操作规范上难以完全统一,使得饭粒延伸性的测量效率低、误差大、重复性差。随着数字图像技术的发展,图片分析软件被用于测量谷物的长度和宽度,这显著提高了测量效率,减少了试验操作间的主观误差^[50-51]。

Amarawathi 等^[25] 使用 CCD 相机首先校准游标卡尺和放大照片进行读数,再使用软件 Image Pro Plus software version 4.1 自动估计 10 种谷物烹饪前后的长度。Jinorose 等^[52] 将米粒表观特征的图像分析与米粒的物理化学和蒸煮特性相关联,监测稻米加工和蒸煮过程,利用蒸煮前后米粒图像参数来评价与饭粒延伸性相关的各项指标。有研究使用扫描仪 (Microtek ScanMaker 系列) 进行蒸煮前后所有长度的测量,经软件分析得到结果,消除了手动测量和视觉观察的主观误差^[36-37, 41, 44-45],这也成为近年来测量饭粒延伸性的主要方法。

3 稻米品质性状与饭粒延伸性的关系

3.1 淀粉对饭粒延伸性的影响

淀粉是水稻胚乳的主要成分,占 80% 左右,主要由直链淀粉和支链淀粉组成。直链淀粉是由 α -1,4 糖苷键连接的葡萄糖组成的线性分子,通常用直链淀粉含量、凝胶稠度和糊化温度 3 个理化特性来衡量,是影响精米加工质量和蒸煮的重要指标^[53-54]。支链淀粉是通过 α -1,4 糖苷键连接成主链,加上由 β -1,6 糖苷键连接的支链共同构成分枝的多聚体^[54]。直连淀粉与支链淀粉共同组成淀粉的精细结构,与稻米的理化性质和品质密切相关^[55-56]。

优质稻米在蒸煮时一般纵向伸长较多,而横向伸长较少^[12]。淀粉精细结构中的淀粉粒排列取向和紧密程度会影响米粒吸水膨胀过程,使之产生纵向特定方向的伸展,从而影响籽粒的伸长率^[19, 39]。已知高含量直链淀粉可通过与脂质形成复合体来抑制颗粒膨胀和直链淀粉浸出,增加水解酶的颗粒阻力,从而抑制烹饪过程中的膨胀现象^[57-59]。在高水分含量蒸煮过程中,直链淀粉含量较高的稻米的延伸率高于直链淀粉含量较低的稻米的延伸率^[53]。支链淀粉的结构对熟饭的适口性有重要影响^[40],支链淀粉的长支链在淀粉粒外层形成梳状结构和 b 型结晶度,这种梳状结构可以抑制沸腾过程中饭粒的膨胀和糊化,从而影响饭粒延伸率^[60-61]。

3.2 蛋白质含量对饭粒延伸性的影响

蛋白质是水稻胚乳的第二大组分,占 8% 左右,胚乳中的蛋白主要是谷蛋白和醇溶蛋白,蛋白质含量是影响稻米食用品质的最重要因素之一,低蛋白质含量稻米往往具有更好的食味品质^[54, 62]。蛋白质以蛋白体形式填充在淀粉粒之间,会影响米饭的黏性和硬度,是影响淀粉吸水糊化的主要因子之一^[63-64]。一般认为稻米的蛋白质含量与食味品质呈负相关^[65],蛋白质可能通过影响淀粉的糊化特性

来影响稻米的蒸煮品质^[66],高蛋白质含量会抑制淀粉的糊化及籽粒的吸水率,从而影响稻米的蒸煮特性^[67-69]。蛋白质对淀粉颗粒具有保护作用,稻米外层的蛋白质作为淀粉晶体结构的网络骨架,会阻隔水分的迁移并抑制淀粉的糊化和膨胀^[70-72]。稻米蛋白质还可与淀粉相互作用,形成网状结构,增强淀粉的溶胀性,从而改变蒸煮过程中米粒的膨胀,进而影响米饭的延伸率^[73]。

3.3 外观品质对饭粒延伸性的影响

稻米外观品质包括粒宽、粒长、垩白度等评价指标。外观品质的大部分性状与米饭延伸性状存在显著相关^[43],米饭延伸率与精米长呈极显著负相关,与饭粒长宽比、精米宽、饭粒长、饭粒宽、米饭膨胀率、饭粒质量及米饭吸水性这些性状呈极显著正相关,部分 QTLs 同时控制米饭延伸率和其他米粒品质性状^[9, 18, 20, 22, 24-26, 29-32, 36, 43, 46-49]。张光恒等^[18] 定位到控制米饭延伸率的基因座位同时控制饭粒长,说明饭粒长与米粒延伸性可能密切相关。何予卿等^[9] 检测到一个同时决定米粒长宽比、米饭长宽比和米饭延伸指数的 QTL,表明这这几个性状存在一定程度的相关性。研究发现,蒸煮过程中影响籽粒长、宽伸长的主效 QTL 与籽粒本身的长度和宽度无关^[29],这表明,饭粒延伸性并非由米粒宽度和长度直接决定,而是受到其他独立的遗传因素影响。

水稻籽粒垩白是指胚乳中不透明的部分,通常由不规则的淀粉颗粒或异常的蛋白质体组成,垩白对稻米碾磨、蒸煮、食用和籽粒外观都有不利影响^[74-76]。垩白通过影响籽粒的质构特性及加工过程从而影响饭粒延伸性。高垩白米粒与低垩白米粒的微观结构明显不同,高垩白米粒的胚乳中充满了排列疏松的球形淀粉颗粒,具有较大的间隙,低垩白米粒由密集且堆积规则的多面体淀粉颗粒组成^[74, 76]。低垩白籽粒和高垩白籽粒质构特性的差异可能是直链淀粉含量、长/短链支链比和粒状结构的差异所致。直链淀粉含量较低的高垩白籽粒可能具有较少的无定形区域和较多的结晶区域,从而增加糊化温度和吸热焓;高垩白籽粒稻米质构特性改变,降低了稻米的蒸煮质量,导致蒸煮时间较短,米饭质地较硬、黏性较小,且饭粒延伸率比低垩白米粒的小,可能是淀粉含量和颗粒结构的差异导致了较低的膨胀度^[77-79]。垩白米粒加工过程容易发生断裂,影响整精米率,从而影响饭粒的完整性。

3.4 碾磨品质对饭粒延伸性的影响

碾磨品质是决定水稻品种市场价值和生产效益的重要指标之一。人们普遍认为碾米度是决定碾

米品质的关键因素, 碾米度也称为加工精度, 指稻米籽粒表面除去糠皮的程度, 它影响稻米的感官、蒸煮和质构品质^[80-82]。

碾米度通过淀粉结构影响米饭的质构, 从而影响饭粒延伸性。随着碾米度的增加, 与米饭食味品质相关的直链淀粉含量、胶稠度和糊化温度大多显著或极显著提高。碾磨度通过影响淀粉结构和其他非淀粉多糖的含量来极大地影响稻米的质地特征。随着碾磨度增加, 最佳蒸煮时间减少, 最佳蒸煮时间显著影响饭粒的长度、膨胀率和黏聚性; 高碾磨度可以提高稻米的吸水性、溶胀性, 从而提高米饭感官品质。为稻米品种选择合适的碾米度, 能够最大限度地减少加工损失, 提高稻米的蒸煮和食用品质^[83-85]。

4 影响饭粒延伸性的主要因素

4.1 环境因素对饭粒延伸性的影响

除了受淀粉特性、蛋白质含量、外观品质和碾磨品质等内在理化性质影响, 饭粒延伸性与水稻栽培环境和米饭制备过程等环境因素也息息相关。

稻米中氨基酸、蛋白质的分布和支链淀粉中的支链长度在很大程度上受氮肥影响^[68-69, 86]。氮肥可以通过改变米粒中蛋白质和淀粉的结构, 最终影响稻米的蒸煮品质^[68]。不同氮源对水稻的饭粒伸长性的影响可能有所不同。有研究表明, 与采用碳酸氢铵 (NH_4HCO_3)、尿素 (H_2NCONH_2) 和硝酸钠 (NaNO_3) 作为氮源相比, 施加硝酸钾 (KNO_3) 水稻的饭粒延伸率与其差异极显著^[45]。这也为通过改良栽培条件提高稻米食味品质提供了一定的理论依据。

灌浆期的环境温度和加工储存条件对饭粒延伸率也存在一定的影响。外界温度等气候条件可能通过影响淀粉粒的结构、代谢产物中环己醇的含量, 进而影响饭粒延伸性和蒸煮特性^[14, 40]; 但不同品种对温度的反应不一样^[44], 这也表明饭粒延伸性还受遗传因素影响。在稻米储存过程中, 可能发生支链淀粉水解, 这将导致淀粉颗粒在糊化过程中的溶胀度变高; 随着精米储藏时间延长, 饭粒延伸性随之增加^[82]。人工老化处理 (90 °C 处理 3 h) 亦能增加饭粒延伸性, 提高稻米蒸煮品质^[46]。

饭粒延伸受蒸煮过程中糊化温度的影响^[87]。在相似的直链淀粉含量条件下, 不同糊化温度材料的饭粒延伸特性不同^[29]。糊化峰值温度、糊化峰值时间与饭粒延伸性呈极显著正相关^[26]。蒸煮加工条件也是影响饭粒延伸性的因素之一。米饭样品制备过

程中, 蒸煮会导致稻米中淀粉、蛋白质等组分发生物质迁移和结构变化, 最终影响米饭的外观、质地等食味品质特征^[14, 88-89]。蒸煮行为与籽粒的溶胀特性有关, 溶胀又受到糊化特性影响^[53]。淀粉糊化温度还是决定稻米沸水蒸煮速度的主要因素, 沸水蒸煮速度也会影响饭粒延伸率的测定^[14]。在蒸煮过程中, 蒸煮米水比和吸水率对稻米蒸煮影响极大, 低直链淀粉含量品种蒸煮过程中需水量较少, 根据不同稻米材料控制加水量能够提高米饭外观品质和食味品质^[69, 88]。蒸煮前的浸泡也影响饭粒延伸性。米粒吸水发生膨胀, 以浸泡膨胀率来衡量, 较高的浸泡温度可以在一定时间内增加精米含水量, 但可能会降低浸泡膨胀率^[72]。饭粒延伸率与吸水率和膨胀率呈极显著正相关^[47]。但是, 饭粒延伸率不等于浸泡膨胀率, 这是 2 个具有密切关系的不同性状^[30, 36-37], 尽管有研究在同一个区间同时检测到控制米粒浸泡膨胀率和饭粒延伸率的 QTL^[30]。

4.2 遗传因素对饭粒延伸性的贡献

饭粒延伸性用饭粒延伸长度与米粒长的比值表示; 米粒延伸指数用米粒长宽比与饭粒长宽比的比值表示, 这一性状在一定程度上综合反映了饭粒形状和米粒形状之间的关系^[9, 14]。饭粒延伸性相关的性状均属于多基因控制的数量遗传性状, 加性效应和显性效应对饭粒延伸性状的遗传起主要作用^[16, 36, 43]。饭粒延伸性受到基因型与环境互作效应的控制, 狭义遗传率偏低, 对其进行早代选择效果不佳, 通常需要通过反复选择来改良这一性状^[9, 15-16, 18-19, 22, 28, 30, 46, 90]。深入研究控制饭粒延伸性的遗传位点, 开发高效分子标记, 将有利于提高早期世代的选择效率, 加速优质稻米新品种的选育。

前人的研究认为, 控制米粒延伸性的等位基因多来自籼稻, 在粳稻上也存在正效等位基因, 说明控制饭粒延伸性的 QTL 客观存在, 并且在水稻籼粳分化过程中未被丢失^[9, 15-16, 18-19, 21, 25, 27, 49]。利用籼稻品种 ‘Basmati’ ‘Neda’ ‘窄叶青 8’ ‘密阳 46’ ‘珍汕 97’ ‘Pusa 112’ ‘台中本地 1 号’ ‘IR641’ ‘93-11’^[16-18, 20-21, 24-26, 29-30, 32-34, 36-39, 45-46, 49]、粳稻品种 ‘沈农 265’ ‘丽江新团黑谷’ ‘Asominori’ ‘春江 06’ ‘越光’^[27-28, 30, 47] 和 *O. nivara* IRGC^[31] 等材料定位了大量与饭粒延伸性相关的 QTLs。其中, ‘Basmati’ 为国际著名优质稻, 蒸煮过程中具有极高的线性籽粒伸长和最低的横向膨胀, 饭粒长度高达 22 mm, 饭粒延伸率高达 2.5, 是研究饭粒延伸性遗传基础和改良饭粒延伸性极佳的材料资源^[38-39]。

评价水稻饭粒延伸性主要有饭粒延伸性、米粒延伸指数、饭粒伸长率 3 个指标。围绕这 3 个主要指标, 已有 70 多个相关 QTLs 被定位, 包括 38 个饭粒延伸性 QTLs^[18-20, 26, 29-30, 33, 43, 47]、10 个米粒延伸指数 QTLs^[9, 19, 28, 32, 36, 43] 和 28 个饭粒伸长率 QTLs^[17, 20, 25, 27-30, 32, 34-35, 39, 49]。

目前, 被鉴定的饭粒延伸性相关 QTLs 在水稻

的 12 条染色体上均有分布。以在第 6 号染色体上定位到的 QTL 数量最多, 超过 10 个; 多数染色体上有 2~3 个相关 QTLs 被定位, 第 5 号染色体上被定位的 QTL 最少, 仅有 1 个 (图 2)。控制水稻直链淀粉含量的主效基因 *Wx* 和影响糊化温度的主效基因 *ALK* 均位于第 6 号染色体短臂末端。水稻饭粒延伸性与直链淀粉含量、糊化温度等相关性状关系

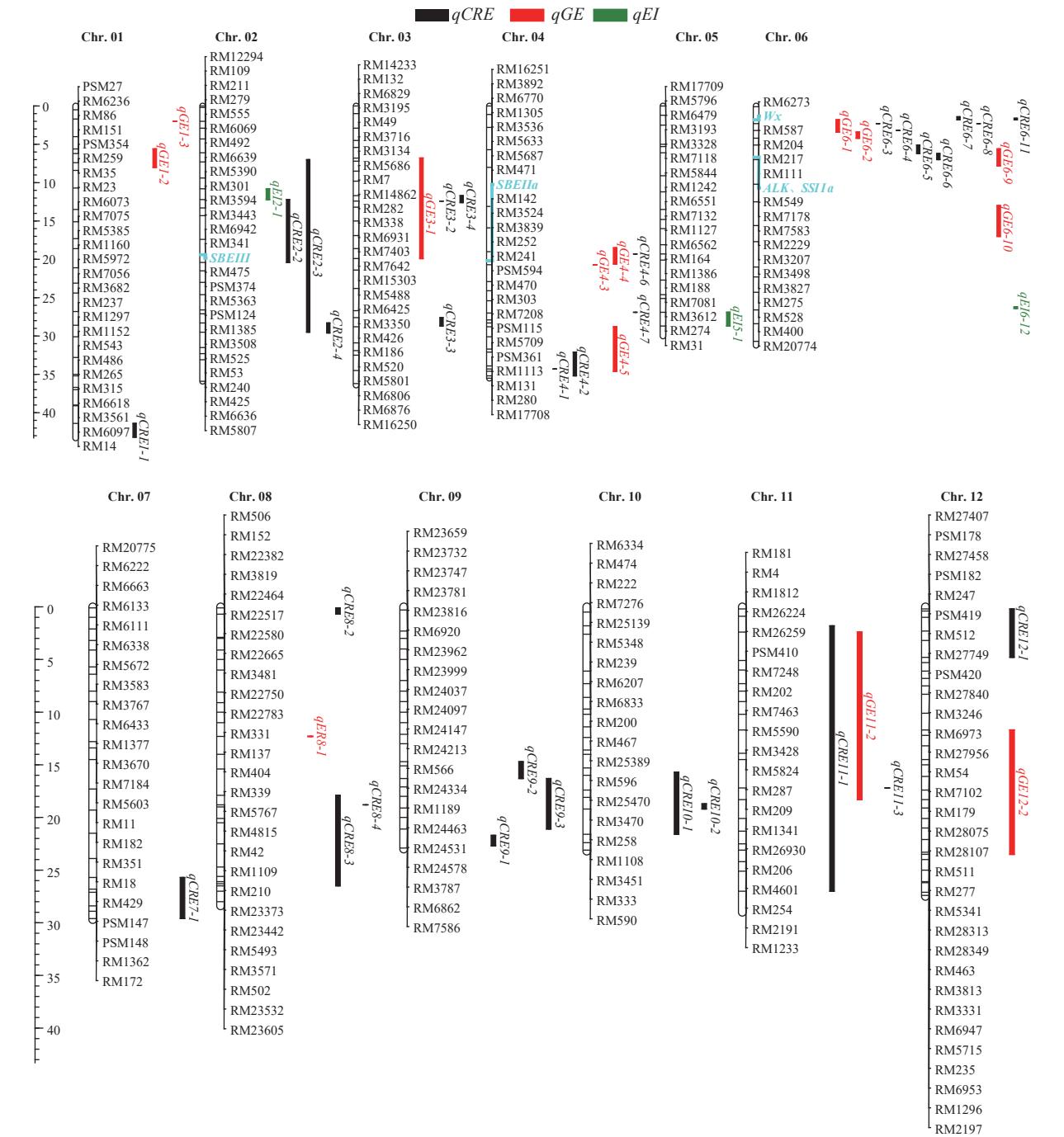


图 2 部分已鉴定的水稻饭粒延伸性 QTLs

Fig. 2 Partial identified QTLs for cooked rice elongation

密切,被定位于第6号染色体短臂末端的多个饭粒延伸性相关 QTLs 所在区间与 *Wx* 和 *ALK* 临近或重合^[9, 18-19, 26, 29-30, 32-33, 36, 39, 43, 91]。在已定位饭粒延伸性相关 QTL 区间内,还覆盖了与支链淀粉生物合成相关的 *SSIIa*、*SBEIIa* 和 *SBEIII* 基因,这表明饭粒延伸性与支链淀粉密切相关^[39]。此外,尽管采用不同的衡量指标,有的区间反复被不同的学者鉴定到携带饭粒延伸性相关 QTL,例如,第2号和第4号染色体的多个 QTLs 存在重叠定位区间^[18-20, 26, 28, 32-33, 35, 39],这暗示相关区间可能存在影响饭粒延伸性的主效位点。

5 饭粒延伸性的设计育种

广东省植物分子育种重点实验室张桂权教授团队(本团队)创建了以‘华粳粳 74’为单一受体亲本的水稻染色体单片段代换系(Single segment substitution line, SSSL)文库,该文库现有 2 360 份材料,覆盖水稻染色体近 30 倍,所有 SSSL 遗传背

景与受体亲本近乎一致^[92]。SSSL 是基因定位、克隆,基因互作效应分析乃至设计育种的极佳材料。本团队已利用该材料定位并克隆了一系列控制水稻重要农艺性状的复杂 QTL 位点,包括粒形、垩白、柱头外露率、抽穗期等^[93]。SSSL 的运用将有助于解析水稻饭粒延伸性相关遗传位点,本团队已利用该材料文库连续多年多点定位到 11 个控制饭粒延伸率的 QTLs,其加性效应值为 0.57~10.44,这为相关基因的克隆奠定了坚实的基础。通过常规杂交和分子标记辅助选择,利用鉴定到的携带饭粒延伸性 QTL 的 SSSL 发展多片段聚合系材料,获得了携带不同 QTL 数目的聚合系。多片段聚合系的饭粒延伸性均显著优于受体亲本‘华粳粳 74’,并且随着 QTL 聚合数目的增加,聚合系的饭粒延伸率总体呈现平稳上升趋势(图 3)。这为深入解析饭粒延伸性的遗传基础,并将优异基因资源运用于优质稻米的设计改良提供了理论依据和种质资源。

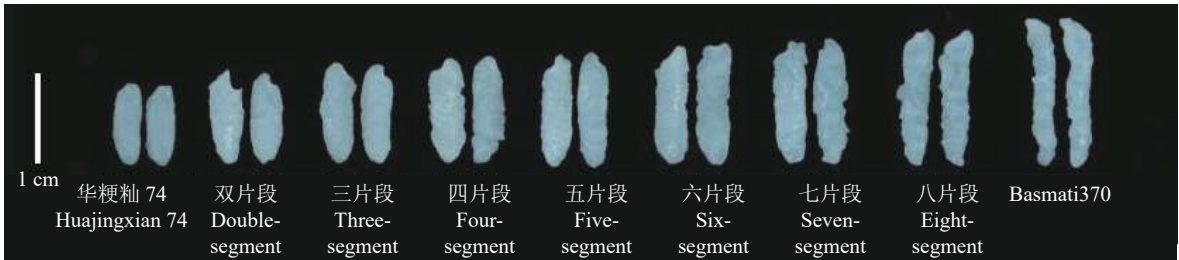


图3 水稻饭粒延伸性 QTL 聚合系

Fig. 3 Pyramiding lines of cooked rice elongation QTL

6 问题及展望

饭粒延伸性是衡量稻米蒸煮食味品质的重要指标。数十年来,人们对水稻饭粒延伸性及其影响因素做了大量的探讨,并逐步改进该性状的测定方法,取得了一定的进展。进入 21 世纪以来,随着水稻功能基因组研究的快速发展,越来越多的水稻重要农艺性状基因被挖掘,并被用于水稻品种设计改良;但受限于性状的复杂性,目前对水稻饭粒延伸性的遗传研究还相当有限,这严重限制了基于饭粒延伸率提高的水稻品质改良。

饭粒延伸性是受多基因控制,且受环境因素影响极大的数量性状遗传位点。在前期的研究中,不同研究者通过发展重组自交系(Recombinant inbred line, RIL)^[9, 19-20, 25-26, 28, 36]、 F_2 ^[16, 21, 34, 39]、 F_3 ^[49]、 F_6 ^[49]、 $F_{2,3}$ ^[27]、双单倍体(Doubled haploid, DH)^[18, 29-30]、染色体片段代替系(Chromosome segment substitution line, CSSL)^[28, 33, 47]、 BC_2F_3 ^[31]、 BC_3F_1 ^[17]、 BC_3F_2 ^[36]和回交自交系(Backcross inbred line, BIL)^[32]等遗传群体定位与饭粒延伸性相关的 QTL,也有利用 3K

RGP(3 000 rice genomes project)等自然材料进行全基因组关联分析^[35, 43]。所用的材料遗传背景复杂,差异较大,相关 QTL 定位区间较大,甚至难以确保 QTL 定位的可靠性,这在客观上造成了鲜见控制饭粒延伸性的功能基因被报道。

克隆水稻饭粒延伸性基因并且对其功能进行解析、阐明水稻饭粒延伸性的遗传调控网络、探讨水稻饭粒延伸性与其他稻米品种性状的遗传互作和协同改良将成为未来水稻饭粒延伸性相关研究的主要方向与目标。

参考文献:

[1] SINGH N, KAUR L, SODHI N S, et al. Physicochemical, cooking and textural properties of milled rice from different Indian rice cultivars[J]. Food Chemistry, 2005, 89(2): 253-259.

[2] 张桂权. 5G 水稻的演变和发展[J]. 华南农业大学学报, 2019, 40(5): 211-216.

[3] 袁隆平. 超级杂交水稻育种研究新进展[J]. 中国农村科技, 2010(Z1): 24-25.

[4] 方志强, 陆展华, 王石光, 等. 稻米品质性状研究进展与

- 应用[J]. *广东农业科学*, 2020, 47(5): 11-20.
- [5] 莫惠栋. 我国稻米品质的改良[J]. *中国农业科学*, 1993, 26(4): 8-14.
 - [6] 王慧, 张从合, 陈金节, 等. 稻米品质性状影响因素及相关基因研究进展[J]. *中国稻米*, 2018, 24(4): 16-21.
 - [7] 程鸿燕, 韩渊怀. 大米食味品质的研究及其育种进展[J]. *山西农业大学学报 (自然科学版)*, 2016, 36(12): 890-896.
 - [8] DOU Z, TANG S, CHEN W, et al. Effects of open-field warming during grain-filling stage on grain quality of two *japonica* rice cultivars in lower reaches of Yangtze Riverdelta[J]. *Journal of Cereal Science*, 2018, 81: 118-126.
 - [9] 何予卿, 邢永忠, 葛小佳, 等. 水稻米饭延伸指数相关性状的基因定位研究[J]. *分子植物育种*, 2003, 1(5/6): 613-619.
 - [10] KHUSH G S, PAULE C M, CRUZ N D. Rice grain quality evaluation and improvement at IRRI[M]//Chemical Aspects of Rice Grain Quality. Los Baños, Laguna, Philippines: Proceedings of a Workshop, International Rice Research Institute, 1979: 21-31.
 - [11] 汤圣祥. 我国杂交水稻蒸煮与食用品质的研究[J]. *中国农业科学*, 1987, 20(5): 17-22.
 - [12] TAN Y F, XING Y Z, LI J X, et al. Genetic bases of appearance quality of rice grains in Shanyou 63, an elite rice hybrid[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 101(5): 823-829.
 - [13] TIAN Z, QIAN Q, LIU Q, et al. Allelic diversities in rice starch biosynthesis lead to a diverse array of rice eating and cooking qualities[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(51): 21760-21765.
 - [14] JULIANO B O, PEREZ C M. Results of a collaborative test on the measurement of grain elongation of milled rice during cooking[J]. *Journal of Cereal Science*, 1984, 2(4): 281-292.
 - [15] VIVEKANADAN P, GIRIDHARAN S. Genetic variability and character association for kernel and cooking quality traits in rice[J]. *Oryza*, 1998, 35(3): 242-245.
 - [16] 包劲松, 谢建坤, 夏英武. 籼稻米粒延伸性的遗传研究[J]. *作物学报*, 2001, 27(4): 489-492.
 - [17] LI J M, XIAO J H, GRANDILLO S, et al. QTL detection for rice grain quality traits using an interspecific backcross population derived from cultivated Asian (*O. sativa* L.) and African (*O. glaberrima* S.) rice[J]. *Genome*, 2004, 47(4): 697-704.
 - [18] 张光恒, 曾大力, 郭龙彪, 等. 水稻米粒延伸性的遗传剖析[J]. *遗传*, 2004, 26(6): 887-892.
 - [19] 沈圣泉, 庄杰云, 王淑珍, 等. 水稻米粒延伸性 QTLs 定位和基因型与环境互作分析[J]. *中国水稻科学*, 2005, 19(4): 319-322.
 - [20] GE X J, XING Y Z, XU C G, et al. QTL analysis of cooked rice grain elongation, volume expansion, and water absorption using a recombinant inbred population[J]. *Plant Breeding*, 2005, 124(2): 121-126.
 - [21] TIAN R, JIANG G, SHEN L, et al. Mapping quantitative trait loci underlying the cooking and eating quality of rice using a DH population[J]. *Molecular Breeding*, 2005, 15(2): 117-124.
 - [22] 陆贤军, 康海岐, 姜华, 等. 水稻核心种质及成恢 448 回交后代的稻米延伸性研究[J]. *分子植物育种*, 2005, 3(5): 676-680.
 - [23] WANG Y, LI J. Genes controlling plant architecture[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2006, 17(2): 123-129.
 - [24] 康海岐, 陆贤军, 高方远, 等. 成恢 448 与 Basmati 370 回交后代的米粒延伸性遗传和相关分析[J]. *作物学报*, 2006, 32(9): 1361-1370.
 - [25] AMARAWATHI Y, SINGH R, SINGH A K, et al. Mapping of quantitative trait loci for basmati quality traits in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Molecular Breeding*, 2007, 21(1): 49-65.
 - [26] WANG L Q, LIU W J, XU Y, et al. Genetic basis of 17 traits and viscosity parameters characterizing the eating and cooking quality of rice grain[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115(4): 463-476.
 - [27] 姜树坤, 黄成, 徐正进, 等. 粳稻米粒延伸性的 QTL 剖析[J]. *植物生理学报*, 2008, 44(6): 1091-1094.
 - [28] LIU L L, YAN X Y, JIANG L, et al. Identification of stably expressed quantitative trait loci for cooked rice elongation in non-Basmati varieties[J]. *Genome*, 2008, 51(2): 104-112.
 - [29] GOVINDARAJ P, VINOD K K, ARUMUGACHAMY S, et al. Analysing genetic control of cooked grain traits and gelatinization temperature in a double haploid population of rice by quantitative trait loci mapping[J]. *Euphytica*, 2009, 166(2): 165-176.
 - [30] 沈年伟, 来凯凯, 粘金淼, 等. 稻米出饭特性 QTL 分析及遗传研究[J]. *中国水稻科学*, 2011, 25(5): 475-482.
 - [31] SWAMY B P M, KALADHAR K, RANI N S, et al. QTL analysis for grain quality traits in 2 BC₂F₂ populations derived from crosses between *Oryza sativa* cv Swarna and 2 accessions of *O. nivara* [J]. *Journal of Heredity*, 2012, 103(3): 442-452.
 - [32] HOSSEINI M, HOUSHMAND S, MOHAMADI S, et al. Detection of QTLs with main, epistatic and QTL × environment interaction effects for rice grain appearance quality traits using two populations of backcross inbred lines (BILs) [J]. *Field Crops Research*, 2012, 135: 97-106.
 - [33] YANG D, ZHANG Y, ZHU Z, et al. Substitutional mapping the cooked rice elongation by using chromosome segment substitution lines in rice[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2013, 4: 107-115.
 - [34] CHENG A, ISMAIL I, OSMAN M, et al. Mapping of quantitative trait loci for aroma, amylose content and cooked grain elongation traits in rice[J]. *Plant Omics Journal*, 2014, 7(3): 152-157.
 - [35] RATHI S, PATHAK K, YADAV R N S, et al. Association studies of dormancy and cooking quality traits in direct-seeded indica rice[J]. *Journal of Genetics*, 2014, 93(1): 3-12.
 - [36] LI Y, TAO H, XU J, et al. QTL analysis for cooking traits of super rice with a high-density SNP genetic map and fine mapping of a novel boiled grain length locus[J]. *Plant Breeding*, 2015, 134(5): 535-541.
 - [37] OKPALA N E, DUAN L, SHEN G, et al. Identification of putative metabolic biomarker underlying cooked rice elongation[J]. *Plant Omics*, 2017, 10(3): 164-168.

- [38] SINGH V, SINGH A K, MOHAPATRA T, et al. Pusa Basmati 1121: A rice variety with exceptional kernel elongation and volume expansion after cooking[J]. *Rice*, 2018, 11: 19.
- [39] ARIKIT S, WANCHANA S, KHANTHONG S, et al. QTL-seq identifies cooked grain elongation QTLs near soluble starch synthase and starch branching enzymes in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9: 8328.
- [40] KATO K, SUZUKI Y, HOSAKA Y, et al. Effect of high temperature on starch biosynthetic enzymes and starch structure in japonica rice cultivar ‘Akitaomachi’ (*Oryza sativa* L.) endosperm and palatability of cooked rice[J]. *Journal of Cereal Science*, 2019, 87: 209-214.
- [41] OKPALA N E, POTCHO M P, AN T Y, et al. Low temperature increased the biosynthesis of 2-AP, cooked rice elongation percentage and amylose content percentage in rice[J]. *Journal of Cereal Science*, 2020, 93: 102980.
- [42] 岳红亮, 赵庆勇, 赵春芳, 等. 江苏省半糯粳稻食味品质特征及其与感官评价的关系[J]. *中国粮油学报*, 2020, 35(6): 7-14.
- [43] QIU X, YANG J, ZHANG F, et al. Genetic dissection of rice appearance quality and cooked rice elongation by genome-wide association study[J]. *The Crop Journal*, 2021, 9(6): 1470-1480.
- [44] OKPALA N E, POTCHO M P, IMRAN M, et al. Starch morphology and metabolomic analyses reveal that the effect of high temperature on cooked rice elongation and expansion varied in *indica* and *japonica* rice cultivars[J]. *Agronomy*, 2021, 11(12): 2416.
- [45] POTCHO P M, OKPALA N E, KOROHOU T, et al. Nitrogen sources affected the biosynthesis of 2-acetyl-1-pyrroline, cooked rice elongation and amylose content in rice[J]. *PLoS One*, 2021, 16(7): e254182.
- [46] AB HALIM A A B, RAFII M Y, OSMAN M B, et al. Ageing effects, generation means, and path coefficient analyses on high kernel elongation in Mahsuri Mutan and Basmati 370 rice populations[J]. *Biomed Research International*, 2021, 2021: 8350136.
- [47] 徐伟清, 王小雷, 刘杨, 等. 稻米蒸煮特性 QTL 定位及与感官食味品质的相关性分析[J]. *核农学报*, 2022, 36(1): 66-74.
- [48] 刘宜柏, 黄英金. 稻米食味品质的相关性研究[J]. *江西农业大学学报*, 1989, 11(4): 1-5.
- [49] AHN S N, BOLLI C N, MCCLUNG A M, et al. RFLP analysis of genomic regions associated with cooked-kernel elongation in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1993, 87(1/2): 27-32.
- [50] SANTOS M V, CUEVAS R P O, SREENIVASULU N, et al. Measurement of rice grain dimensions and chalkiness, and rice grain elongation using image analysis[J]. *Methods in Molecular Biology*, 2019, 1892: 99-108.
- [51] SCHNEIDER C A, RASBAND W S, ELICEIRI K W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis[J]. *Nature methods*, 2012, 9(7): 671-675.
- [52] JINOROSE M, PRACHAYAWARAKORN S, SOPONRONNARIT S. A novel image-analysis based approach to evaluate some physicochemical and cooking properties of rice kernels[J]. *Journal of Food Engineering*, 2014, 124: 184-190.
- [53] SUMAN K, MADHUBABU P, RATHOD R, et al. Variation of grain quality characters and marker-trait association in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of Genetics*, 2020, 99(1): 5.
- [54] 黄发松, 孙宗修, 胡培松, 等. 食用稻米品质形成研究的现状与展望[J]. *中国水稻科学*, 1998, 12(3): 172-176.
- [55] JIANG Y, CHEN Y, ZHAO C, et al. The starch physicochemical properties between superior and inferior grains of *japonica* rice under panicle nitrogen fertilizer determine the difference in eating quality[J]. *Foods*, 2022, 11(16): 2489.
- [56] TESTER R F, KARKALAS J, QI X. Starch-composition, fine structure and architecture[J]. *Journal of Cereal Science*, 2004, 39(2): 151-165.
- [57] RAIGOND P, EZEKIEL R, RAIGOND B. Resistant starch in food: A review[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2015, 95(10): 1968-1978.
- [58] WEI C, QIN F, ZHOU W, et al. Comparison of the crystalline properties and structural changes of starches from high-amylose transgenic rice and its wild type during heating[J]. *Food Chemistry*, 2011, 128(3): 645-652.
- [59] ZHOU H, WANG L, LIU G, et al. Critical roles of soluble starch synthase SSIIa and granule-bound starch synthase Waxy in synthesizing resistant starch in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(45): 12844-12849.
- [60] PAN T, LIN L, ZHANG L, et al. Changes in kernel properties, in situ gelatinization, and physicochemical properties of waxy rice with inhibition of starch branching enzyme during cooking[J]. *International Journal of Food Science and Technology*, 2019, 54(9): 2780-2791.
- [61] HE W, LIN L, WANG J, et al. Inhibition of starch branching enzymes in waxy rice increases the proportion of long branch-chains of amylopectin resulting in the comb-like profiles of starch granules[J]. *Plant Science*, 2018, 277: 177-187.
- [62] SHI S, PAN K, ZHANG G, et al. Differences in grain protein content and regional distribution of 706 rice accessions[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2023, 103(3): 1593-1599.
- [63] KUMAR P, PRAKASH K S, JAN K, et al. Effects of gamma irradiation on starch granule structure and physicochemical properties of brown rice starch[J]. *Journal of Cereal Science*, 2017, 77: 194-200.
- [64] CHAMPAGNE E T, BETT-GARBER K L, THOMSON J L, et al. Unraveling the impact of nitrogen nutrition on cooked rice flavor and texture[J]. *Cereal Chemistry Journal*, 2009, 86(3): 274-280.
- [65] LYON B G, CHAMPAGNE E T, VINYARD B T, et al. Effects of degree of milling, drying condition, and final moisture content on sensory texture of cooked rice[J]. *Cereal Chemistry*, 1999, 76(1): 56-62.
- [66] SHI S, ZHANG G, CHEN L, et al. Different nitrogen fertilizer application in the field affects the morphology and structure of protein and starch in rice during cooking[J]. *Food Research International*, 2023, 163: 112193.

[67] BALINDONG J L, WARD R M, LIU L, et al. Rice grain protein composition influences instrumental measures of rice cooking and eating quality[J]. *Journal of Cereal Science*, 2018, 79: 35-42.

[68] 习敏, 季雅岚, 文革, 等. 水稻食味品质形成影响因素研究与展望[J]. *中国农学通报*, 2020, 36(12): 159-164.

[69] SHI S, ZHANG G, ZHAO D, et al. Changes in water absorption and morphology of rice with different eating quality during soaking[J]. *European Food Research and Technology*, 2023, 249(3): 759-766.

[70] 张栋昊, 蔡妍培, 劳菲, 等. 大米蛋白质与米饭食味品质关联性研究进展[J]. *食品科学*, 2022, 44(9): 270-277.

[71] ZHAN Q, YE X, ZHANG Y, et al. Starch granule-associated proteins affect the physicochemical properties of rice starch[J]. *Food Hydrocolloids*, 2020, 101: 105504. doi: 10.1016/j.foodhyd.2019.105504.

[72] HU Z, YANG Y, LU L, et al. Kinetics of water absorption expansion of rice during soaking at different temperatures and correlation analysis upon the influential factors[J]. *Food Chemistry*, 2021, 346: 128912.

[73] SHI J, WU M, QUAN M. Effects of protein oxidation on gelatinization characteristics during rice storage[J]. *Journal of Cereal Science*, 2017, 75: 228-233.

[74] YANG W, XU P, ZHANG J, et al. OsbZIP60-mediated unfolded protein response regulates grain chalkiness in rice[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2022, 49(5): 414-426.

[75] 廖斌, 张桂莲. 水稻垩白的研究进展[J]. *作物研究*, 2015, 29(1): 77-83.

[76] LI Y, FAN C, XING Y, et al. *Chalk5* encodes a vacuolar H⁺-translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice[J]. *Nature Genetics*, 2014, 46(4): 398-404.

[77] SINGH N, SODHI N S, KAUR M, et al. Physico-chemical, morphological, thermal, cooking and textural properties of chalky and translucent rice kernels[J]. *Food Chemistry*, 2003, 82(3): 433-439.

[78] CHENG F M, ZHONG L J, WANG F, et al. Differences in cooking and eating properties between chalky and translucent parts in rice grains[J]. *Food Chemistry*, 2005, 90(1/2): 39-46.

[79] CHUN A, SONG J, KIM K, et al. Quality of head and chalky rice and deterioration of eating quality by chalky rice[J]. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 2009, 12(4): 239-244.

[80] 王忠, 顾蕴洁, 陈刚, 等. 稻米的品质和影响因素[J]. *分子植物育种*, 2003, 1(2): 231-241.

[81] 卢林, 孙成效, 朱智伟, 等. 我国稻米品质标准及检测技术创新概述[J]. *中国稻米*, 2022, 28(1): 1-6.

[82] TONG C, GAO H, LUO S, et al. Impact of postharvest operations on rice grain quality: A review[J]. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 2019, 18(3): 626-640.

[83] 郭桂英, 王青林, 马汉云, 等. 碾磨品质对籼稻食味品质的影响[J]. *天津农业科学*, 2017, 23(6): 40-44.

[84] KIM S Y, LEE H. Effects of eating quality on milled rice produced from brown rice with different milling conditions[J]. *Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry*, 2013, 56(5): 621-629.

[85] MOHAPATRA D, BAL S. Cooking quality and instrumental textural attributes of cooked rice for different milling fractions[J]. *Journal of Food Engineering*, 2006, 73(3): 253-259.

[86] YANG X, BI J, GILBERT R G, et al. Amylopectin chain length distribution in grains of *japonica* rice as affected by nitrogen fertilizer and genotype[J]. *Journal of Cereal Science*, 2016, 71: 230-238.

[87] JULIANO B O. Physico-chemical properties of starch and protein and their relation to grain quality and nutritional value of rice[J]. *Rice Breeding*, 1972, 5: 389-405.

[88] 袁玉洁, 张丝琪, 王明玥, 等. 蒸煮米水比对不同直链淀粉含量杂交籼稻米粒微观结构和食味特性的影响[J]. *作物学报*, 2022, 48(12): 3225-3233.

[89] 李萍, 周广春, 崔晶, 等. 煮饭水质结合加水量和浸泡时间对粳稻食味的影响[J]. *中国稻米*, 2021, 27(6): 74-79.

[90] HUSSIAN R A, BROWN D C. Use of two-dimensional grid patterns to limit hazardous ambulation in demented patients[J]. *Journal of Gerontology*, 1987, 42(5): 558-560.

[91] 高振宇, 曾大力, 崔霞, 等. 水稻稻米糊化温度控制基因 *ALK* 的图位克隆及其序列分析[J]. *中国科学(C辑: 生命科学)*, 2003, 33(6): 481-487.

[92] 张桂权. 基于 SSSL 文库的水稻设计育种平台[J]. *遗传*, 2019, 41(8): 754-760.

[93] ZHANG G. Target chromosome-segment substitution: A way to breeding by design in rice[J]. *The Crop Journal*, 2021, 9(3): 658-668.



王少奎, 华南农业大学教授, 农学院副院长、广东省植物分子育种重点实验室主任, 长期从事作物遗传育种相关的教学与研究工作。作为主持人承担国家级研究任务 6 项; 发表研究论文 30 余篇; 作为参与人获得国家自然科学二等奖、广东省科技进步奖一等奖和大北农业科技奖一等奖各 1 项; 获得 2022 年度中国农学会青年科技奖, 入选国家级青年人才项目、广东省科技创新领军人才; 被授予广东省三八红旗手、南粤优秀教师等荣誉。

【责任编辑 李庆玲】